# 琵琶柴和沙拐枣茎的木质部结构的差异性及空间变异特征

沈 辉[1,2]， 张 静[1,3]， 彭 兰[1,4]， 陶 冶[1,3]， 臧永新[1,3]， 张元明[1,3]

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室,干旱区生态安全与可持续发展重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院大学,北京 100093; 3. 中国科学院新疆生态与地理研究所新疆植物基因资源保护与利用重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830011; 4. 新疆大学生态与环境学院,新疆 乌鲁木齐 830011)

**摘 要**：木质部结构性状是植物适应不同水分条件的基础,也是植物响应环境条件变化的核心属性之一。以西北荒漠区的典型灌木琵琶柴(*Reaumuria soongarica*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)为研究对象,对其木质部结构和水力功能性状进行对比分析,以期了解同一生境中不同物种的差异性或相似性,以及同一物种在不同环境条件下的木质部结构性状的可塑性。结果表明:(1) 琵琶柴和沙拐枣的木质部结构性状存在显著差异,沙拐枣平均导管直径、脆弱性指数显著高于琵琶柴,而导管密度、导管分组指数则相反。(2) 琵琶柴和沙拐枣的木质部结构性状随气候变化的规律具有差异,随年均降水量和干旱指数的增加,沙拐枣的平均导管直径与导管厚跨比显著下降,而琵琶柴的平均导管直径与导管厚跨比与之无关,仅理论导水率与年均降水量和干旱指数呈显著正相关关系。(3) 琵琶柴木质部导水系统存在效率与安全的权衡,而沙拐枣中没有表现出效率和安全的权衡关系。(4) 性状网络分析结果表明,琵琶柴和沙拐枣的中心性状均为平均导管直径,平均导管直径的变化介导了性状网络的变化。琵琶柴和沙拐枣的木质部结构性状存在显著差异,相对于沙拐枣,琵琶柴水分利用策略更加保守。

**关键词**：优势灌木; 琵琶柴; 沙拐枣; 木质部结构; 植物性状网络; 气候因素; 生态适应策略

植物的水力系统在水分运输过程中起着至关重要的作用,影响着植物对水分的获取、利用与储存[1]。它们直接控制植物运输水分和抵御土壤或大气干旱的能力,以及影响养分吸收和碳同化率[2]。木质部的导管相互连接形成复杂的网络,主要负责植物体内水分的长距离运输,当植物遭遇干旱或冻融胁迫时,导管内部形成栓塞导致水柱断裂从而降低水分的运输效率[3-4]。根据Hagen-Poiseuille定律可知,木质部的导水率与导管的结构有关,可见,植物的水分运输效率主要取决于解剖结构特征。

植物能够通过不同的木质部结构特征适应外界环境条件的变化[3]。在温暖潮湿的环境中,植物个体更加高大,也往往具有更大的导管直径和导水率[5-6]。而干旱地区的物种,植株个体往往较为矮小,导管直径较小,但具有更强的抵抗栓塞的能力[7]。同一生境下不同物种之间,甚至种内,都可能具有不同的木质部结构特征[8]。例如,不同生活型植物的平均导管直径一般表现为:藤本植物>乔木>灌木[9-10]。而同一物种在不同环境条件下也具有可塑性变化,如中国地区广泛分布的锦鸡儿属植物,随年降水量的增加其叶片导水率减少,安全性增加[11]。光合作用类型也对木质部结构具有重要影响,与$C_4$植物相比,$C_3$植物的木质部导管面积更大,数量更多,导水效率更高[12]。此外,植物的木质部结构特征还受植株高度[13]、干旱适应策略[14]等诸多因素的影响。

干旱少雨,蒸散量大是荒漠生态系统的最显著的特点。荒漠植物为了适应其特定的生境条件在长期的进化过程中形成了一套完备的适应机制,包括形态结构、光合水分生理特征、生理生化特征等[15]。琵琶柴(*Reaumuria soongarica*)和沙拐枣(*Calligonum*

**收稿日期**：2023-04-06; **修订日期**：2023-06-21
**基金项目**：中国科学院"西部之光-西部青年学者"项目(2021-XBQNXZ-006);国家自然科学基金联合重点基金(U2003214);新疆维吾尔自治区自然科学基金重点项目(2022D01D083)
**作者简介**：沈辉(1997-),女,硕士研究生,主要从事荒漠植物生理生态研究. E-mail: shenhui20@mails.ucas.ac.an
**通讯作者**：张元明. E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn

*mongolicum*)都是西北荒漠区的建群优势种，属于旱生落叶灌木，对荒漠地区的防风固沙具有重要意义[16-17]。琵琶柴为$C_3$物种，其植株低矮，深根性；叶肉质，角质层极厚，气孔数很少且下陷很深，贮水组织发达[18]。而沙拐枣为典型$C_4$物种，根系发达，主根较浅，根部有根鞘保护，叶片退化为膜质鞘状[19]。以往的研究表明，琵琶柴贡献95%导水率的导管直径随干旱程度增加而减小，同时水力结构系统存在安全-效率的权衡关系[20]。而沙拐枣具有较强的贮水能力和较高的水分利用效率，利用酶活性来抵御干旱伤害[21]。然而，有关这两个物种木质部结构以及与之相关的水力功能性状方面的对比研究还鲜少报道。

本研究以琵琶柴和沙拐枣为研究对象，开展同一物种在不同生境之间以及同一生境中不同物种木质部结构性状的对比研究，以期探索$C_3$和$C_4$物种对荒漠生态环境的适应策略，为阐明荒漠灌木对气候变化的生理生态适应策略提供一定的科学参考依据。基于先前的研究，本研究做出以下假设：(1)琵琶柴的木质部导管面积更大，数量更多；(2)沙拐枣的木质部理论导水率小于琵琶柴，但安全性高于琵琶柴；(3)琵琶柴和沙拐枣的水力结构系统都存在安全-效率的权衡。

# 1　材料与方法

## 1.1　研究区概况

研究区域位于我国西北干旱区，在从西向东的样带水平上，选取了沙拐枣和琵琶柴共同分布的5个样点，按照干旱指数(Aridity Index，AI)从大到小将样点命名为A~E，样点之间的水平距离相距50 km以上。样点主要分布在内蒙古地区，分布范围为39.73°~41.91°N，98.15°~103.34°E之间(表1)。该研究区年均降水量(MAP)和年均温度(MAT)分别介于40~98 mm和5.8~8.8 ℃，干旱指数变化范围为0.02~0.05。其主要植被类型以小乔木、灌木和小半灌木为主。除研究物种外，优势小乔木包括白梭梭(*Haloxylon persicum*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)等，优势灌木包括白刺(*Nitraria tangutorum*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)等。

## 1.2　样地设置和样品采集

以样带区域内的琵琶柴和沙拐枣为研究对象，于2021年7月进行样品的野外采集，在每个样点设置3个30 m × 30 m的大样方，样方间距1 km以上。在每一大样方的对角线处设置2个5 m × 5 m的灌木样方，共设置6个灌木样方。若样方中少于6个个体则在样方外补采，每个样点总共采集至少3个以上个体。在每个灌木样方中选取长势一致、成熟健康的个体作为样株，统一采集南向、植株中部高度、长势良好的非一年生栓化枝条2~3根。所采集的枝条直径5~8 mm，长度3~5 cm，剪取后装入采集袋运回实验室待测。

## 1.3　测定方法

从待测枝条上截取长5 mm的小段样品，剥去树皮，将样品置于75 ℃水浴锅软化2 d，擦干表面水分后利用Pfm轮转式3004M切片机(pfm medical ag, Köln, Germany)横切出10~15 μm厚的完整切片。然后，用0.1%的亚甲基蓝溶液将切片染色，静置1 min后，吸取浮色盖上盖玻片制成临时切片[22]。使用Olympus BX41显微镜(Olympus, Tokyo, Japan)于10倍镜、20倍镜下进行观察并对横切面进行拍照，然后使用PTGui全景拼接工具组合图像以生成完整横截面的综合图像。从每一样株的切片中选取不包括髓在内均匀分布的3个扇面(每个扇面30°)，将3个扇面测量指标的平均值作为一个重复，所有测量指标如表2所示。

表1　5个采样点的环境特征

**Tab. 1　Environmental characteristics of five sampling sites**

| 行政区 | 样地 | 经度 | 纬度 | 年均温/℃ | 年均降水量/mm | 干旱指数 | 琵琶柴样本量/*n* | 沙拐枣样本量/*n* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 阿拉善右旗，内蒙古阿拉善盟 | A | 100.12°E | 40.13°N | 8.34 | 98.00 | 0.05 | 5 | 5 |
| 阿拉善右旗，内蒙古阿拉善盟 | B | 103.34°E | 39.73°N | 8.86 | 93.00 | 0.05 | 5 | 4 |
| 额济纳旗，内蒙古阿拉善盟 | C | 98.15°E | 42.00°N | 5.84 | 67.00 | 0.04 | 5 | 4 |
| 额济纳旗，内蒙古阿拉善盟 | D | 99.15°E | 41.91°N | 7.46 | 54.00 | 0.03 | 7 | 5 |
| 额济纳旗，内蒙古阿拉善盟 | E | 100.44°E | 41.85°N | 8.62 | 40.00 | 0.02 | 3 | 4 |

**表2 本研究所测量性状的缩写及单位**

**Tab. 2 Traits measured in this study with abbreviations and units**

| 性状 | 缩写 | 单位 |
|---|---|---|
| 导水面积百分比 | *CA* | % |
| 导管密度 | *VD* | no·mm$^{-2}$ |
| 导管成分指数 | *S* | $10^6$ mm$^4$ |
| 平均导管直径 | *D* | μm |
| 水力直径 | $D_h$ | μm |
| 贡献95%导水率的导管直径 | $D_{95}$ | μm |
| 导管分组指数 | $V_g$ | |
| 导管壁厚度 | *t* | μm |
| 导管厚跨比 | $(t/b)^2$ | |
| 木材密度 | *WD* | g·cm$^{-3}$ |
| 理论导水率 | $K_{th}$ | kg·m$^{-1}$·MPa$^{-1}$·s$^{-1}$ |
| Carlquist脆弱性指数 | *VI* | mm·m$^{-2}$ |

使用Image J图像处理软件对染色后的切片图片进行分析处理(图1),得到以下指标:(1)导管密度(*VD*,no·mm$^{-2}$),即单位面积内的导管数量;导管直径(*D*,μm),通过平均导管面积($\bar{A}$,μm$^2$)计算,$D=\sqrt{4\bar{A}/\pi}$;贡献95%导水率的导管直径($D_{95}$,μm),先将每个导管直径按降序排列后计算导管直径的4次方($\Sigma D^4$),对导管直径的四次方求和直到等于总导管直径4次方之和的95%为止;水力直径($D_h$,μm),$D_h=\Sigma D^5/\Sigma D^4$。(2)导水面积百分比(*CA*,%),即选定测量范围内输水导管的面积所占的比例;导管分组指数($V_g$),即具有连续细胞壁的导管的平均数量;导管成分指数(*S*,mm$^4$)为$\bar{A}$与*VD*的比值。(3)导管厚跨比为$(t/b)^2$,选取直径在$D_h$±5 μm范围内的导管对进行测量,*t*为相连两个导管的细胞壁厚度之和,*b*为这两个导管长短轴的平均值。(4)木材密度(*WD*,g·cm$^{-3}$)为木材的烘干重(70 ℃烘干48 h至恒重)与木材体积的比值,采用排水法进行测定。

根据木质部导管结构特征,计算相关水力功能性状理论导水率($K_{th}$,kg·m$^{-1}$·MPa$^{-1}$·s$^{-1}$)和Carlquist脆弱性指数(*VI*,mm·m$^{-2}$)[23-24]。理论导水率反映了木质部水分运输的有效性,计算公式为:

$$K_{th}=\frac{D_h^4\pi\rho}{128\times\eta}\times VD \quad (1)$$

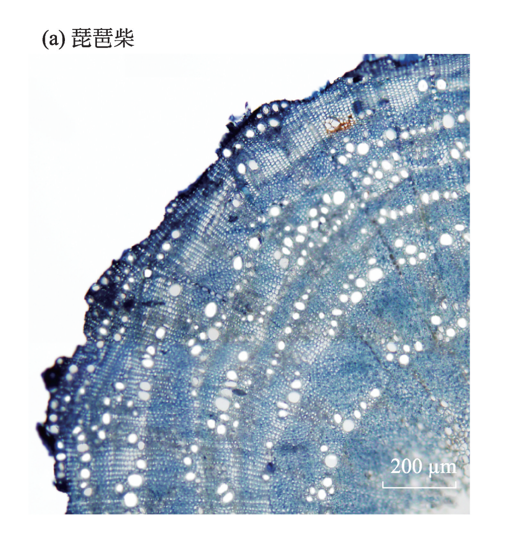
式中:$D_h$为导管水力直径;$\rho$为水在20 ℃时的密度(998.2 kg·m$^{-3}$);$\eta$为水在20 ℃下的粘滞系数($1.002\times10^{-9}$ MPa·s);*VD*为导管密度。

Carlquist脆弱性指数常用来评估木质部气穴化风险的敏感性,*VI*越小表明木质部水分运输的安全性越高,计算公式为:

$$VI=\frac{D_h/1000}{VD/1000000} \quad (2)$$

### 1.4 数据分析

使用全球定位系统(Magellan GPS315, Magellan)确定纬度、经度和海拔。从WorldClim数据库(http://www.worldclim.org/)获取1970—2000年间的年均温度、年均降水量,自CGIAR-CSI全球干旱地理空间数据库(https://www.cgiar-csi.org)提取了干旱指数(年均降水量/年均蒸散量)。通过变异系数量化不同气候区域下的性状变异程度,变异系数($C_V$)=标准差($\sigma$)/平均值($\mu$),使用R中的"varcomp"函数进行嵌套方差分析,对采样点间、物种间的功能性状变异大



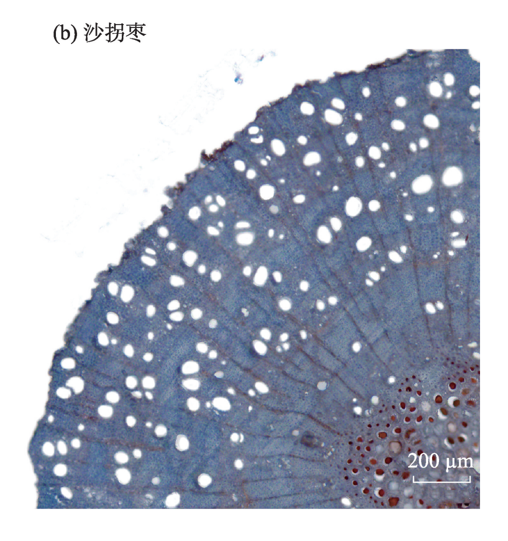




图1 琵琶柴和沙拐枣的木质部解剖横切面切片

Fig. 1 Xylem cross-section images of *R. soongarica* and *C. mongolicum*

小进行方差分解。采用$t$检验比较木质部结构性状在琵琶柴和沙拐枣之间是否存在差异,差异显著性水平$\alpha=0.05$。使用最小二乘法分析木质部结构性状随气候因子的变化规律。性状网络分析通过Cytoscape 3.7.1构建。通过R 4.0.2软件完成数据分析和作图。

## 2　结果与分析

### 2.1　琵琶柴和沙拐枣木质部结构性状的空间变异性及差异特征

在12个测定的性状中,$S$、$K_{th}$、$VI$的变异系数最大,尤其是$S$,变异系数接近100%,而$WD$、$CA$、$t$的变异最小(图2a)。嵌套方差分析表明,测量性状的变异来源主要包括种间与种内,5个采样点(即不同生境)引起的变异几乎为0。其中,8个性状的变异性来源超过50%为种间($D_{95}$、$VI$、$VD$、$D$、$D_h$、$S$、$V_g$、$K_{th}$),其余性状超过50%的变异性均来源于种内(图2b)。

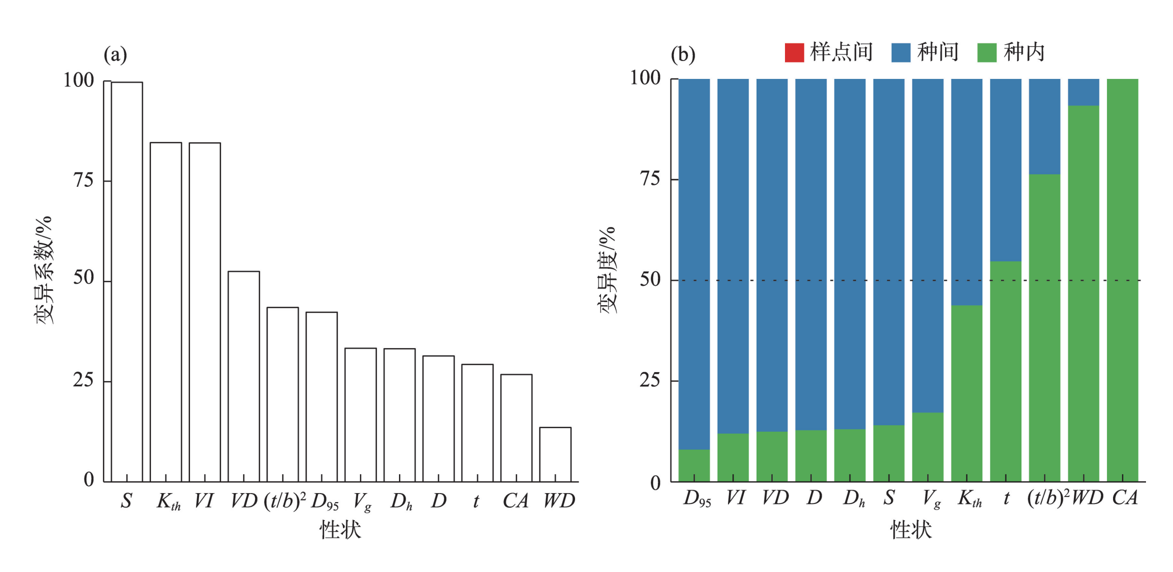
主成分分析的结果如图3a所示,琵琶柴与沙拐枣的木质部结构性状存在显著差异。两个物种的解剖结构性状解释了第一轴64.6%的方差,第二轴12.6%的方差。第一轴贡献度最高的性状为导管直径类性状($D_{95}$、$D_h$、$D$),第二轴贡献度最高的性状为$CA$、$t$、$K_{th}$。进一步对各采样点水平琵琶柴和沙拐枣木质部结构性状进行了分析(图3)。结果表明,在所有采样点中,$D$和$VI$均表现为沙拐枣显著高于琵琶柴,而$VD$、$V_g$则相反,均表现为琵琶柴显著高于沙拐枣。$WD$在两个物种间无显著差异。$CA$、$(t/b)^2$、$K_{th}$仅在部分采样点具有显著差异。在样点A,琵琶柴的$(t/b)^2$显著高于沙拐枣。在样点E,沙拐枣的$CA$极显著高于琵琶柴,同时在D、E点沙拐枣的$K_{th}$显著高于琵琶柴。

### 2.2　琵琶柴和沙拐枣木质部结构与气候因子之间的关系

由图4可知,琵琶柴和沙拐枣的木质部结构性状随气候变化的规律具有差异性。沙拐枣的$D$与MAP和AI呈极显著负相关关系($P<0.01$),$(t/b)^2$与MAT、MAP、AI均呈显著负相关关系($P<0.05$),而琵琶柴的$D$、$(t/b)^2$与MAT、MAP、AI不相关。琵琶柴的$K_{th}$与MAP和AI呈显著正相关关系($P<0.05$),而沙拐枣与之不相关。

### 2.3　性状之间的相关性

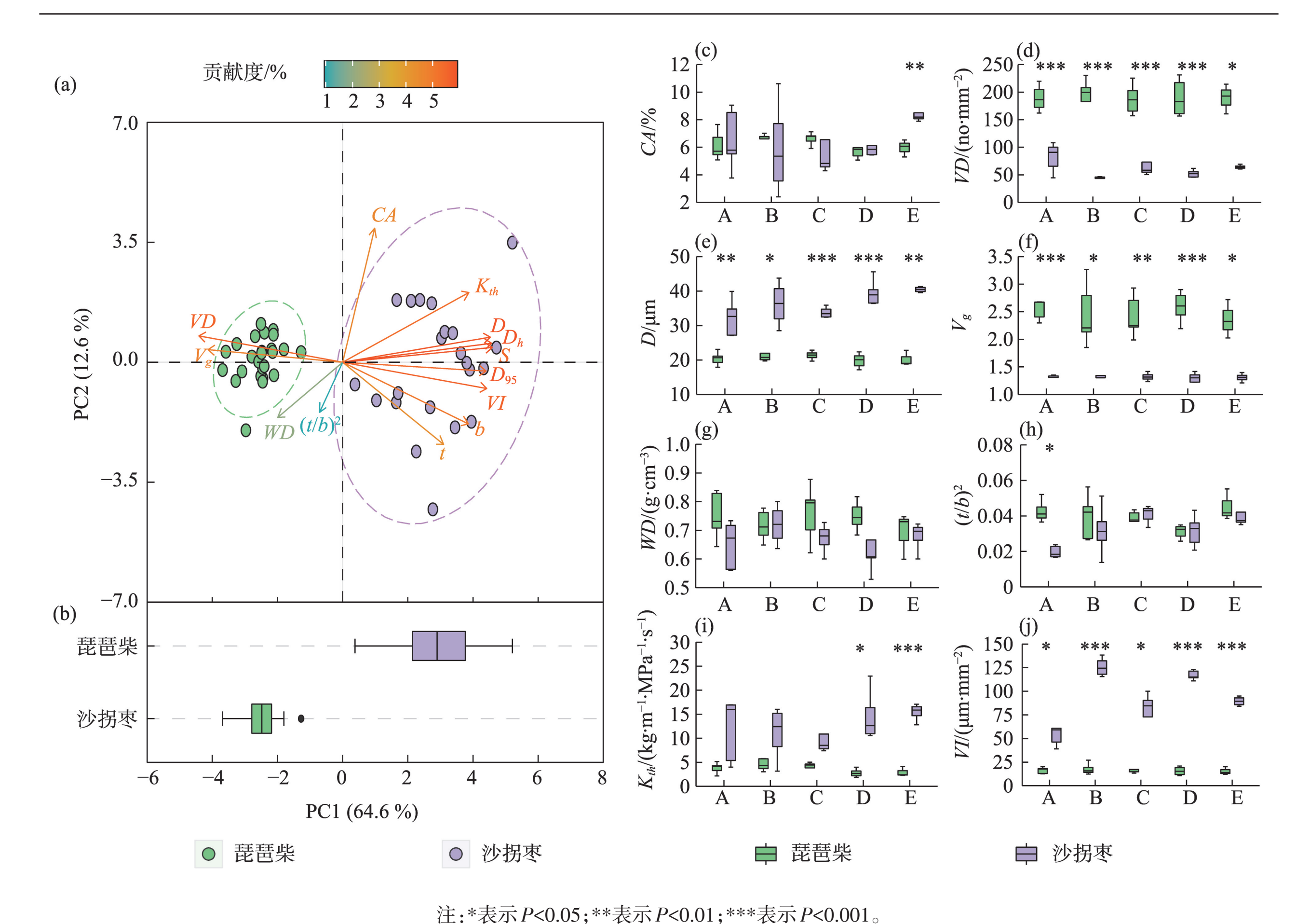
如图5所示,在琵琶柴中,$D$与$CA$呈极显著正相关关系,而与$VD$呈极显著负相关关系。$V_g$、$(t/b)^2$与所有性状均无显著相关性。水力效率指标$K_{th}$与$CA$、$D$呈极显著正相关($P<0.01$),与$VD$、$WD$呈显著负相关($P<0.05$);水力安全指标$VI$与$D$呈极显著正相关($P<0.001$),与$VD$呈极显著负相关($P<0.001$)(图5a)。在沙拐枣中,$D$与$CA$呈极显著正相关关系,而与$VD$无相关关系。水力效率指标$K_{th}$与$CA$、$VD$、$D$、$V_g$、$(t/b)^2$呈显著或极显著正相关,与$WD$呈显著负相




注:$CA$为导水面积百分比;$VD$为导管密度;$S$为导管成分指数;$D$为平均导管直径;$D_h$为水力直径;$D_{95}$为贡献95%导水率的导管直径;$V_g$为导管分组指数;$t$为导管壁厚度;$(t/b)^2$为导管厚跨比;$WD$为木材密度;$K_{th}$为理论导水率;$VI$为Carlquist脆弱性指数。下同。

图2　所研究性状的变异系数及变异性来源

Fig. 2　Coefficient of variation and sources of variability for the traits studied




注:*表示$P$<0.05;**表示$P$<0.01;***表示$P$<0.001。

图3 琵琶柴和沙拐枣木质部结构性状差异分析

Fig. 3 Analysis of differences in xylem structure traits between *R. soongarica* and *C. mongolicum*

关($P$<0.05);水力安全指标$VI$与$D$、$V_g$、$WD$、$(t/b)^2$呈显著或极显著正相关,与$CA$、$VD$呈显著负相关(图5b)。

两个物种的木质部结构性状在总体上和单个物种水平的回归分析结果如图5c~图5e所示。在总体水平上,$D$与$VD$呈极显著负相关关系,$K_{th}$与$WD$呈极显著负相关关系,与$VI$呈极显著正相关关系。在单个物种水平上均表现为琵琶柴的木质部解剖结构性状存在极显著相关关系,而沙拐枣却不存在。琵琶柴的$D$与$VD$,$K_{th}$和$WD$均呈极显著负相关关系。琵琶柴的$K_{th}$与$VI$呈极显著正相关关系,即木质部水力结构系统存在安全-效率权衡。

性状网络分析如图6所示,多个性状之间的协调性在两个物种中存在差异。由性状网络参数对比分析结果可知(表3),琵琶柴的边数为6,沙拐枣的边数为4,琵琶柴具有比沙拐枣更紧密的性状网络。平均导管直径$D$在琵琶柴和沙拐枣中均具有最高的中心性值,为中心性状。在琵琶柴中$K_{th}$、$VI$、$D$彼此正相关,而在沙拐枣中$K_{th}$与$VI$不相关。

## 3 讨 论

### 3.1 性状的空间变异性及差异性分析

植被的类型及地理分布对植物功能性状变异幅度具有一定影响,即植物会随生境发生趋同或趋异适应,这可能与植物对地理环境的适应策略及其资源利用能力有关,是植物对其生存环境长期适应的结果[25]。本研究发现,$S$、$K_{th}$、$VI$的变异系数最大,而这三个性状的变异来源主要是种间的差异,Rosas等[26]对不同物种变异度的分析也显示,$K_{th}$在物种之间存在很高的变异性。PCA的结果证实了琵琶柴和沙拐枣的水力功能性状存在显著的差异(图3),这主要与两者的亲缘关系较远有关。琵琶柴是柽柳科物种,沙拐枣为蓼科物种,因此,具有不同的形态结构和生理特征。根据年轮生长类型,琵琶柴为环孔材树种,而沙拐枣为散孔材树种。所以,二者的导管密度、平均导管直径、导管分组指数和脆弱性指数存在显著差异。Bush等[27]研究发现,环孔材树

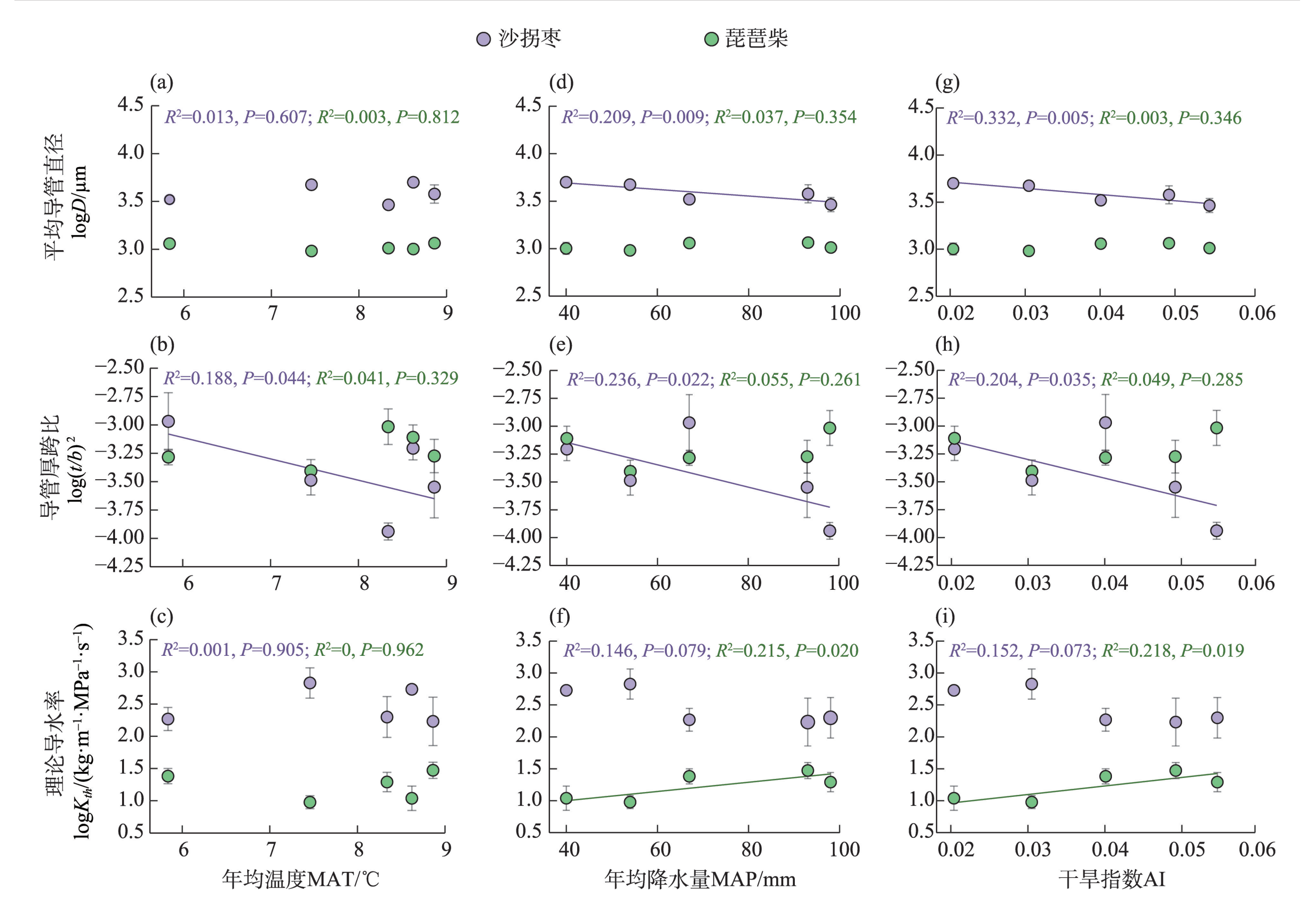



图4 木质部结构性状与气候因子之间的关系

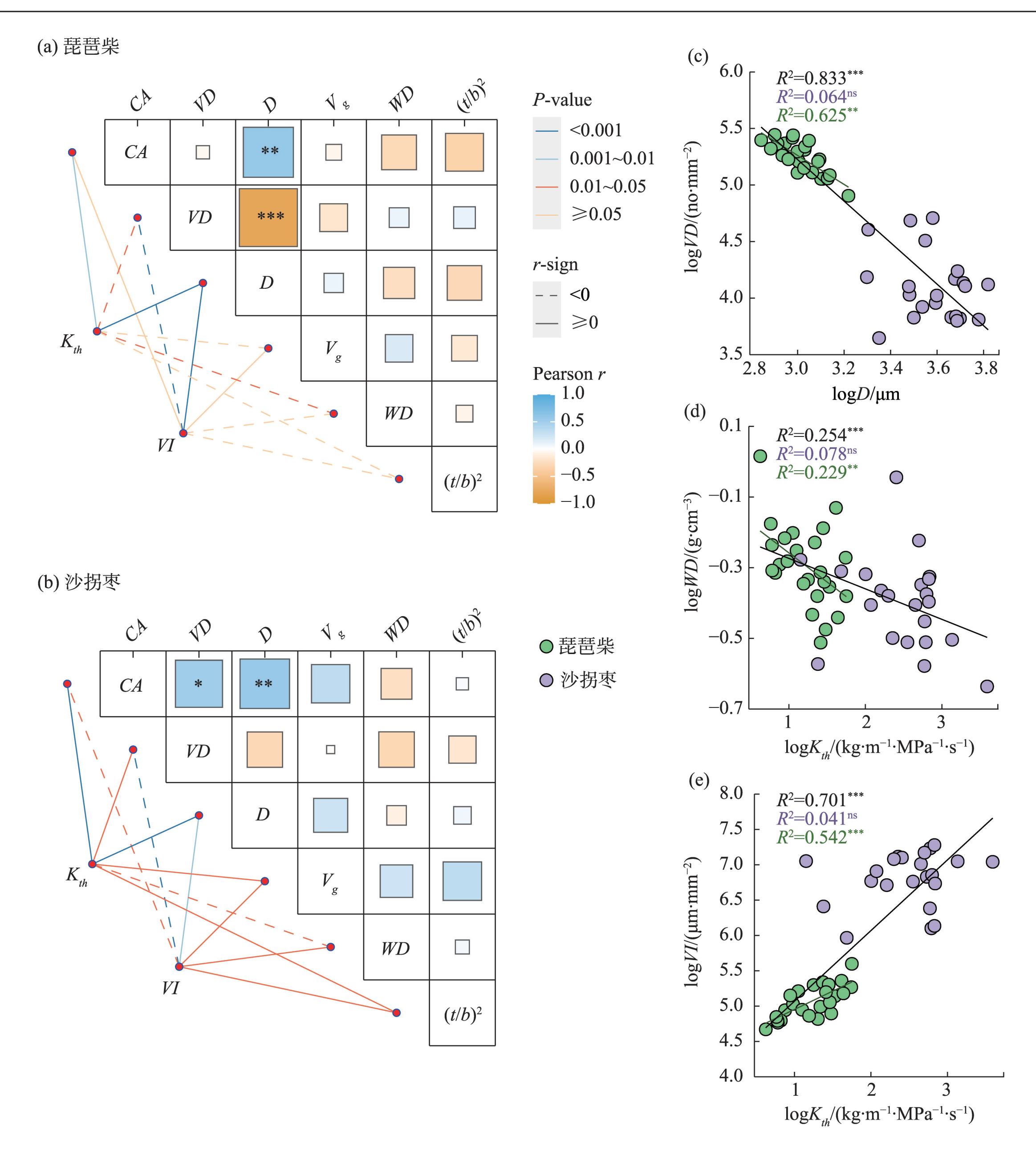
Fig. 4 Relationships between xylem structure traits and climatic factors

种的导管直径普遍大于散孔材,并且其空化脆弱性小于散孔材树种,而本研究中沙拐枣导管直径显著大于琵琶柴。有研究表明,木质部导管直径的大小与植株高度呈正相关,植株高度越高,平均导管直径越大[13,23]。在自然生境中沙拐枣个体的高度可达1.5 m,而琵琶柴个体矮小,往往不超过0.5 m,推测这可能是沙拐枣导管直径大于琵琶柴的原因。Islam等[28]研究表明,小导管数量越多,导管密度越大。由于沙拐枣的导管直径显著高于琵琶柴,所以其导管密度显著低于琵琶柴。导水面积百分比被定义为*VD*和平均导管面积的乘积,通过协调*VD*和平均导管面积的分布变化可以保持木质部导水率的恒定[29]。因为琵琶柴的导管直径小而密度大,沙拐枣的导管直径大而密度小,所以二者的导水面积百分比之间无显著差异,这也导致了理论导水率在A、B、C点差异不显著。本研究结果表明,沙拐枣的脆弱性指数显著高于琵琶柴,所以沙拐枣茎的木质部水力结构更容易发生栓塞。但由于植株的脆弱性分割[30],栓塞修复机制[31]等因素,本研究无法断定琵琶柴的安全性是否高于沙拐枣,还需要结合整株的数据进一步分析。

### 3.2 性状间的相关性分析

水力功能与解剖结构相协调,不同的树种其水分利用策略不同[3]。本研究结果表明,木质部结构并不独立响应环境变化,而是形成了一个复杂的相互关联的系统。本研究发现琵琶柴的直径和*VD*呈显著负相关关系。Islam等[28]认为,这也是一种效率与安全的权衡,通过增大直径,木质部提升了水分运输效率,而随着更多小导管的出现,*VD*增大,木质部可以保持较小的液压,降低栓塞敏感性,从而避免干旱条件诱导的导管空穴。而在沙拐枣中直径与*VD*无相关关系,所以,推测琵琶柴茎的木质部水力结构可能具有比沙拐枣更强的栓塞抗性。

Baas等[32]提出"权衡三角形"假说,即在栓塞抗性、水力效率和机械强度之间应该存在权衡,木质部水力效率可以与不同水平的木质部安全性相结合。本研究结果表明,琵琶柴的$K_{th}$和*VI*之间呈显著正相关,存在权衡关系;而沙拐枣中$K_{th}$和*VI*无相关

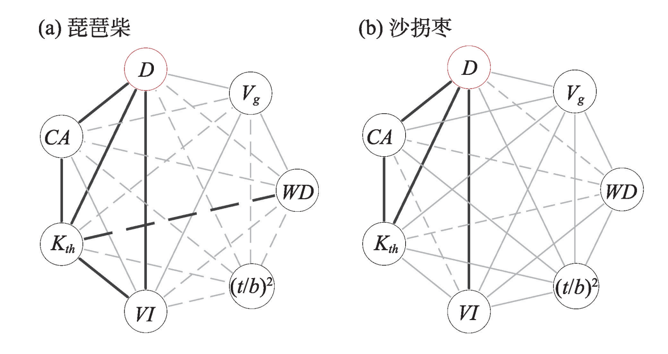



注：(a)、(b)图中热图颜色表示Pearson相关系数，连线对应Pearson相关系数和错误概率$P$值；实线和虚线分别表示正相关和负相关关系；线条颜色表示统计显著性。

图5 木质部结构性状间的相关关系

Fig. 5 Correlations among xylem structure traits

关系，即不存在安全与效率的权衡，并且二者的$VI$与$WD$、$(t/b)^2$均是解耦的。长期以来木质部安全与效率的权衡就存在争议，先前约75%的研究发现，效率和安全性之间的相关性不显著，但也有研究证实这种权衡关系确实存在[33]。具有宽导管的物种对干旱诱导的栓塞总是脆弱的，而具有窄导管的物种其抗栓塞能力因物种而异[33]。所以，琵琶柴和沙拐枣的木质部安全与效率权衡会出现相反的结果。机械性状$(t/b)^2$和$WD$与高栓塞抗性和低导水率有关[34]。一般认为导管$(t/b)^2$的越大，植物越能够避免木质部导管在高负压下发生坍塌，从而减缓栓塞的形成[35]。本研究结果表明，$(t/b)^2$与栓塞抗性无关，原因可能是导管的坍塌应力和气种传播发生在管壁上的不同区域，两者不一定存在直接的因果关系。导管抵抗内爆的能力是由$t$决定的，而栓塞抗性取决于管壁上的纹孔膜[35]。所以，水力运输效率和安全性之间的权衡需要进一步通过其他结构性状进行验证。




注:实线表示正相关;虚线表示负相关。线条粗细表示相关系数(r)的大小。仅显示显著相关性($P < 0.05$)。红色圆圈代表中心性值最高的性状。

图6　琵琶柴和沙拐枣的性状网络分析

Fig. 6　Trait networks of *R. soongarica* and *C. mongolicum*

**表3　琵琶柴和沙拐枣的性状网络的特征值**

**Tab. 3　The network metrics of trait networks of *R. soongarica* and *C. mongolicum***

| 性状 | 琵琶柴 | | 沙拐枣 | |
|---|---|---|---|---|
| | $D_w$ | $D$ | $D_w$ | $D$ |
| $CA$ | 2.01 | 2 | 2.27 | 2 |
| $D$ | 2.79 | 3 | 2.51 | 3 |
| $V_g$ | 0.71 | 0 | 1.47 | 0 |
| $WD$ | 1.58 | 1 | 1.18 | 0 |
| $(t/b)^2$ | 0.85 | 0 | 0.97 | 0 |
| $K_{th}$ | 2.58 | 4 | 2.42 | 2 |
| $VI$ | 2.25 | 2 | 1.52 | 1 |
| 总网络 | 12.76 | 6 | 12.35 | 4 |

注:$D_w$表示加权度,定义为该节点所有显著相关系数的总和;$D$表示度,定义为与该节点相连的所有边的数量。

通过构建植物性状网络,结果表明,琵琶柴和沙拐枣的木质部解剖结构、水力功能性状和机械强度之间的关系有所不同。方菁等[36]也发现了相似的结果,该研究中三种被子植物在同一生境中性状网络关系不同,同一植物在不同生境下性状网络关系也不同。本研究中琵琶柴和沙拐枣的中心性状均为$D$,表明$D$的变化介导了性状网络随环境梯度的变化。而琵琶柴更紧密的网络使得其可以快速调节多个性状响应环境的变化,这是一种保守策略的体现。先前的研究发现,随干旱程度增加,琵琶柴通过气孔调节和渗透调节来提高内在水分利用效率[21,37]。作为$C_3$物种,外界条件的变化能够引起琵琶柴剧烈的生理性反应调节[27]。

### 3.3　气候对木质部结构性状的影响

为了在进化和演替过程中处于有利地位,植物木质部结构特征会根据环境变化表现出明显差异[38],而在不同物种中气候对木质部结构性状及水力功能性状的影响多有不同。本研究结果显示,琵琶柴和沙拐枣通过不同的木质部结构性状响应气候的变化,这也表明其适应策略可能存在不同。有些研究认为,温度是影响植物木质部结构性状的因素[5,13],如Zhang等[39]对云南省境内的316种被子植物木质部的研究表明,随着MAT的升高,潜在导水率和平均导管直径$D$显著增加,导管密度$VD$显著下降。在全球水平上,He等[5]和Morris等[13]都证实MAT和MAP显著影响着植物的水力功能性状,但相比于降水,温度对水力功能性状的解释度更高。Gleason等[40]在澳大利亚东部对120种被子植物水力功能性状的研究发现,边材比导率与生长季AI (0.33~1.02)呈极显著正相关关系。可见,影响植物木质部结构性状的气候因素因研究尺度,物种等差异而有所不同。在本研究结果中,随干旱程度的增加,琵琶柴的$K_{th}$显著下降,进一步证实了琵琶柴保守型的水分利用策略。先前的研究也发现,琵琶柴主要利用浅层土壤水分,所以其生理反应对气候变化敏感,气孔调节能力随干旱程度增强而增强[21,41]。而沙拐枣的导管直径$D$和$(t/b)^2$显著增加,意味着在干旱生境中沙拐枣有更高的水分传输效率和更高的导管抗内爆能力。沙拐枣本身就是典型的$C_4$植物,具有高吸水性,高储水能力[42]。水分传输效率增加有助于在干燥条件下增加蒸腾作用进行散热,但水势梯度不增加。并且其导管抗内爆能力也显著增强,因此增加栓塞的风险较低。沙拐枣的光合和蒸腾作用对于生境水分条件的变化反应较不敏感,其主要通过提高酶活性来抵御干旱伤害[21],因此,本研究表明,沙拐枣对干旱条件具有较强抗性。

## 4　结 论

琵琶柴和沙拐枣的木质部结构性状存在显著的差异。与沙拐枣相比,琵琶柴的导管直径更小、密度更大,具有较小的导水率,但木材密度无显著差异。二者对环境变化的响应不同,琵琶柴具有效率安全的权衡,随环境降水量的增加,导水率逐渐增大。而沙拐枣的导管直径随降水量的增加显著下降,并且导管厚跨比也显著下降。琵琶柴和沙拐枣的中心性状均为$D$,$D$的改变介导了性状网络沿

环境梯度的变化。相对于沙拐枣,琵琶柴水分利用策略更加保守。

致谢:感谢李永刚博士、陆永兴博士、张庆博士在野外样品采集中给予的帮助。

## 参考文献(References):


[1] Pratt R B, Jacobsen A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(6): 897–913.

[2] Sperry J S, Love D M. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts[J]. New Phytologist, 2015, 207(1): 14–27.

[3] Hacke U G, Jacobsen A L, Pratt R B. Vessel diameter and vulnerability to drought-induced embolism: Within-tissue and across-species patterns and the issue of survivorship bias[J]. Iawa Journal, 2022, 0(0): 1–16.

[4] Jacobsen A L, Pratt R B, Venturas M D, et al. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar[J]. Iawa Journal, 2019, 40(1): 4–22.

[5] He P, Gleason S M, Wright I J, et al. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity[J]. Global Change Biology, 2020, 26(3): 1833–1841

[6] Olson M E, Soriano D, Rosell J A, et al. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2018, 115(29): 7551–7556.

[7] Jacobsen A L, Pratt R B, Davis S D, et al. Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities[J]. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(12): 1599–1609.

[8] Baas P, Carlquist S. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel[J]. Iawa Journal, 1985, 6(4): 349–353.

[9] Zhang K, Yang D, Zhang Y, et al. Differentiation in stem and leaf traits among sympatric lianas, scandent shrubs and trees in a subalpine cold temperate forest[J]. Tree physiology, 2021, 41(11): 1992–2003.

[10] Jacobsen A L, Pratt R B, Tobin M F, et al. A global analysis of xylem vessel length in woody plants[J]. American Journal of Botany, 2012, 99(10): 1583–1591.

[11] Yao G, Nie Z, Turner N C, et al. Combined high leaf hydraulic safety and efficiency provides drought tolerance in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation[J]. New Phytologist, 2021, 229(1): 230–244.

[12] Kocacinar F. Photosynthetic, hydraulic and biomass properties in closely related $C_3$ and $C_4$ species[J]. Physiologia Plantarum, 2015, 153(3): 454–466.

[13] Morris H, Gillingham M A F, Plavcová L, et al. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 41(1): 245–260.

[14] Alonso-Forn D, Peguero-Pina J J, Ferrio J P, et al. Contrasting functional strategies following severe drought in two Mediterranean oaks with different leaf habit: *Quercus faginea* and *Quercus ilex* subsp. *rotundifolia*[J]. Tree physiology, 2021, 41(3): 371–387.

[15] 黄海霞, 王刚, 陈年来. 荒漠灌木逆境适应性研究进展[J]. 中国沙漠, 2010, 30(5): 1060–1067. [Huang Haixia, Wang Gang, Chen Nianlai. Advance of studies on adaptation of desert shrub to environment stress[J]. Journal of Desert Research, 2010, 30(5): 1060–1067. ]

[16] Shan L, Yang C, Li Y, et al. Effects of drought stress on root physiological traits and root biomass allocation of *Reaumuria soongorica*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 155–159.

[17] 闫晴, 李菊艳, 尹忠东, 等. 典型株型沙生灌丛对风沙流场影响的数值模拟[J]. 干旱区研究, 2023, 40(5): 785–797. [Yan Qing, Li Juyan, Yin Zhongdong, et al. Numerical simulation of the influence of typical shrub types on wind-sand flow field[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(5): 785–797. ]

[18] Fan X, Yan X, Qian C, et al. Leaf size variations in a dominant desert shrub, *Reaumuria soongarica*, adapted to heterogeneous environments[J]. Ecology and Evolution, 2020, 10(18): 10076–10094.

[19] 赵小仙, 李毅, 苏世平, 等. 3个地理种群蒙古沙拐枣同化枝解剖结构及抗旱性比较[J]. 中国沙漠, 2014, 34(5): 1293–1300. [Zhao Xiaoxian, Li Yi, Su Shiping, et al. Drought resistance analysis based on anatomical structures of assimilating shoots of *Calligonum mongolicum* from three geographic populations[J]. Journal of Desert Research, 2014, 34(5): 1293–1300. ]

[20] Shen H, Zhang J, Peng L, et al. Spatial patterns and climatic factors influence the branch xylem anatomical traits of *Reaumuria soongarica* in the desert region of northwestern China[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 210: 105338.

[21] 种培芳. 荒漠植物红砂、白刺和沙拐枣抗旱指标及抗旱性综合评价研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010. [Zhong Peifang. Studies on Drought Resistant Indexs and Evaluated Drought Resistant Capability of Desert Plant *Reaumuria soongarica*, *Nitraria tangutorum* and *Calligomum mongolicum*[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2010. ]

[22] 殷笑寒, 郝广友. 长白山阔叶树种木质部环孔和散孔结构特征的分化导致其水力学性状的显著差异[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 352–360. [Yin Xiaohan, Hao Guangyou. Divergence between ring-and diffuse-porous wood types in broadleaf trees of Changbai Mountains results in substantial differences in hydraulic traits[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 352–360. ]

[23] Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, et al. Climate determines

vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*[J]. Ecologe Letters, 2016, 19(3): 240–248.

[24] Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, et al. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction?[J]. New Phytologist, 2016, 210(2): 443–458.

[25] 刘润红, 白金连, 包含, 等. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联[J]. 植物生态学报, 2020, 44(8): 828–841. [Liu Runhong, Bai Jinlian, Bao Han, et al. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst hills of Guilin, Southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(8): 828–841. ]

[26] Rosas T, Mencuccini M, Barba J, et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient[J]. New Phytologist, 2019, 223(2): 632–646.

[27] Bush S E, Pataki D E, Hultine K R, et al. Wood anatomy constrains stomatal responses to atmospheric vapor pressure deficit in irrigated, urban trees[J]. Oecologia, 2008, 156(1): 13–20.

[28] Islam M, Rahman M, Bräuning A. Long-term hydraulic adjustment of three tropical moist forest tree species to changing climate[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 4(9):1–16.

[29] García-Cervigón A I, Olano J M, von Arx G, et al. Xylem adjusts to maintain efficiency across a steep precipitation gradient in two coexisting generalist species[J]. Annals of Botany, 2018, 122(3): 461–472.

[30] Pivovaroff A L, Sack L, Santiago L S. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: A test of the hydraulic segmentation hypothesis[J]. New Phytologist, 2014, 203 (3): 842–850.

[31] Meinzer F C, Mcculloh K A, Lachenbruch B, et al. The blind men and the elephant: The impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency[J]. Oecologia, 2010, 164(2): 287–296.

[32] Baas P, Ewers F W, Davis S D, et al. 15 – Evolution of Xylem Physiology[M]. Oxford: Academic Press, 2004: 273–295.

[33] Liu H, Ye Q, Gleason S M, et al. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: Climatic seasonality matters[J]. New Phytologist, 2021, 229(3): 1440–1452.

[34] Lens F, Sperry J S, Christman M A, et al. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer[J]. New Phytologist, 2010, 190(3): 709–723.

[35] Hacke U G, Sperry J S, Pockman W T, et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure[J]. Oecologia, 2001, 126(4): 457–461.

[36] 方菁, 叶琳峰, 陈森, 等. 自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异[J]. 植物生态学报, 2021, 45(6): 650–658. [Fang Jing, Ye Linfeng, Chen Sen, et al. Differences in anatomical structure and hydraulic function of xylem in branches of angiosperms in field and garden habitats[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(6): 650–658. ]

[37] 刘玉冰, 张腾国, 李新荣, 等. 红砂(*Reaumuria soongorica*)忍耐极度干旱的保护机制:叶片脱落和茎中蔗糖累积[J]. 中国科学C辑: 生命科学, 2006, 36(4): 328–333. [Liu Yubing, Zhang Tengguo, Li Xinrong, et al. *Reaumuria soongorica* tolerates extreme drought protective mechanism: Leaf abscission and sucrose accumulation in stems[J]. Science in China Series C: Life Sciences, 2006, 36(4): 328–333. ]

[38] Pandey S. Climatic influence on tree wood anatomy: A review[J]. Journal of Wood Science, 2021, 67(1): 24–31.

[39] Zhang S, Cao K, Fan Z, et al. Potential hydraulic efficiency in angiosperm trees increases with growth-site temperature but has no trade-off with mechanical strength[J]. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(8): 971–981.

[40] Gleason S M, Butler D W, Waryszak P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in eastern Australia[J]. International Journal of Plant Sciences, 2013, 174(9): 1292–1301.

[41] 彭丽萍, 戴岳, 师庆东. 新疆准东荒漠区5种典型植物水分来源[J]. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1146–1152. [Peng Liping, Dai Yue, Shi Qingdong. Water sources of five typical plant species in desert area of the Eastern Junggar Basin[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(5): 1146–1152. ]

[42] 苏培玺. 中国荒漠$C_4$木本植物和土壤无机固碳研究回顾与展望[J]. 中国沙漠, 2022, 42(1): 23–33. [Su Peixi. Review and prospect of the researches on $C_4$ woody plants and soil inorganic carbon sequestration in deserts of China[J]. Journal of Desert Research, 2022, 42(1): 23–33. ]

# Differences and spatial variation in the stem xylem structural traits of *Reaumuria soongarica* and *Calligonum mongolicum*

SHEN Hui[1,2], ZHANG Jing[1,3], PENG Lan[1,4], TAO Ye[1,3],
ZANG Yongxin[1,3], ZHANG Yuanming[1,3]

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100093, China; 3. Xinjiang Key Laboratory of Conservation and Utilization of Plant Gene Resources, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 4. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830011, Xinjiang, China)

**Abstract:** Xylem structure traits are the basis for plant adaptation to different water conditions and are core plant traits in response to changes in environmental conditions. The typical shrubs *Reaumuria soongarica* and *Calligonum mongolicum* in the northwest desert region were selected as the subjects for comparison between stem xylem structure and functional traits to understand the differences or similarities of different species in the same habitat and the xylem structure plasticity of the same species under different environmental conditions. The results showed that (1) Xylem structure traits of *R. soongarica* and *C. mongolicum* were significantly different. The mean vessel diameter and vulnerability index of *C. mongolicum* were significantly higher than those of *R. soongarica*, whereas the opposite was true for vessel density and vessel grouping index. (2) The patterns of xylem structure traits in response to climate change differed between *R. soongarica* and *C. mongolicum*. The mean vessel diameter and vessel thickness-to-span ratio of *C. mongolicum* significantly reduced with increasing mean annual precipitation and aridity index, whereas that of *R. soongarica* were unrelated, and only the theoretical hydraulic conductivity had a significant positive correlation with the mean annual precipitation and aridity index. (3) There was a trade-off between efficiency and safety in the xylem hydraulic conductivity system of *R. soongarica*, whereas none was observed in *C. mongolicum*. (4) The trait network analysis results indicated that the central traits of both *R. soongarica* and *C. mongolicum* were mean vessel diameters. Changes in mean vessel diameter mediate changes in the trait network. Xylem structure traits between *R. soongarica* and *C. mongolicum* were significantly different, with *R. soongarica* having a more conservative water use strategy than *C. mongolicum*.

**Keywords:** tapical shrub; *Reaumuria soongarica*; *Calligonum mongolicum*; xylem structure; plant trait networks; climatic factors; ecological adaptation strategy